Vestnik zoologii, **36**(1): 69–76, 2002

УДК 597.554.3-14(282.247.32)

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГУСТЕРЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*BLICCA BJOERKNA*) В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ДНЕПРА

О. П. Кирилюк

Институт гидробиологии НАН Украины, пр. Героев Сталинграда, 12, Киев, 04210 Украина

Получено 4 апреля 2001

Морфологическая изменчивость густеры обыкновенной (*Blicca bjoerkna*) в водохранилищах Днепра. Кирилюк О. П. — Проведено сравнение 12 меристических и 32 пластических признаков трех популяций густеры обыкновенной, *Blicca bjoerkna* (Linnaeus), из Киевского и Кременчугского водохранилищ и низовья Днепра, в разной степени подверженных антропогенному влиянию. Наибольшие изменения морфологических признаков отмечены в популяции густеры Кременчугского водохранилища. Исследована ее антропогенная изменчивость во временном аспекте.

Ключевые слова: *Blicca bjoerkna*, популяция, пластические и меристические признаки, морфологическая изменчивость.

Morphological Changes of *Blicca bjoerkna* in Reservoires of the Dnieper. Kiriluk O. P. — 12 meristic and 32 plastic characteristics were compared for three *Blicca bjoerkna* (Linnaeus) populations in Kyiv and Kremenchuk reservoirs and lower Dnieper. Most changes of morphological features registered in population of *B. bjoerkna* of Kremenchuk reservoirs. Anthropogenic variability in temporal aspect was examined.

Key words: *Blicca bjoerkna*, population, plastic and meristic features, morphological variability.

Днепр в пределах Украины практически преобразован в цепочку водохранилищ, существующих несколько десятков лет. Однако даже за это короткое время в них произошли существенные изменения, в результате чего появились местные стада рыб, популяционная структура которых изучена недостаточно. По некоторым данным, в условиях водохранилищ эти стада различаются по многим экологическим и морфологическим показателям, хотя эти микроэволюционные преобразования не находят достаточно полного завершения в связи с резкими изменениями в этих водоемах параметров и прежде всего уровня воды (Кудерский, 1984). Учитывая последнее обстоятельство и то, что в днепровских водохранилищах период становления режима уже прошел, представляет интерес охарактеризовать изменчивость вида в пределах техногенно преобразованного Днепра. В связи с этим целью работы было проанализировать данные о морфометрической изменчивости густеры обыкновенной, *Blicca bjoerkna* (L.), из трех участков Днепра: а) Киевского водохранилища, имеющего открытую вершину; б) Кременчугского водохранилища, размещенного между плотинами Каневской и Кременчугской гидроэлектростанций; в) низовья Днепра, где сохраняется речной режим, хотя и значительно преобразованный в связи с зарегулированием и хозяйственным использованием стока. Одновременно целесообразно было проанализировать уровень завершенности микроэволюционных процессов у рыб по завершении становления режима водохранилищ Днепра на примере указанных популяций.

Материал и методы

Материал для морфологической характеристики популяций густеры собран в 1989 г. в Киевском водохранилище в окр. с. Глебовка, в 1987–1988 гг. в Кременчугском водохранилище (с. Червона Слобода и с. Леськи) и в 1991 г. в низовье Днепра (г. Херсон) в районе Херсонской биологической станции Института гидробиологии НАН Украины. Биометрический анализ рыб проводился на свежем материале по общепринятой методике (Правдин, 1966). Всего изучено 150 особей густеры. Морфологическую изменчивость исследуемых популяций определяли по коэффициенту Стьюдента (t) при 95% (P±0,05) уровне достоверности (Лакин, 1990). Уровень изменчивости определяли по коэффициенту различия CD (Майр, 1971).

Для определения внутривидовой и межпопуляционной изменчивости морфологических признаков популяций густеры из Киевского, Кременчугского водохранилищ и низовья Днепра использовали метод таксономического анализа (Смирнов, 1960, 1966, 1971), основанный на нахождении морфологического сходства и различия по вычисленным коэффициентам. Для решения поставленных задач меристические и пластические признаки были подготовлены для вычисления таксономических отношений. Коэффициенты межвидовой (t_{xy}) и внутривидовой (t_{xx}) изменчивости вычисляли по формулам:

$$t_{xx} = \frac{s}{n}\sum_{n}\left(\frac{1}{\beta_1}\right)-1, \quad t_{xy} = \frac{s}{n}\sum_{f}\left(\frac{1}{\beta_1}\right)-1,$$

где s — число видов, n — общее число признаков, характеризующих популяцию, f — число признаков, совпадающих у этих популяций, β_1 — фреквенция признака. При этом положительное значение t_{xy} свидетельствует о сходстве сравниваемых видов, отрицательное — о различии; абсолютная величина показывает степень сходства или различия.

Результаты и обсуждение

Анализ меристических признаков популяций густеры из Киевского и Кременчугского водохранилищ, а также из низовья Днепра показал, что между этими популяциями существуют достоверные различия (табл.1). Нами обнаружено, что у густеры из Кременчугского водохранилища количество ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках больше, а хвостовых позвонков меньше, чем у густеры Киевского водохранилища; количество чешуй под боковой линией, ветвистых лучей в анальном плавнике, тычинок на 1-й жаберной дуге и туловищных позвонков больше, а ветвистых лучей в грудном плавнике и хвостовых позвонков меньше, чем у густеры из низовья Днепра.

Густера из Киевского водохранилища отличается от густеры из низовья Днепра лишь количеством тычинок на 1-й жаберной дуге, степень изменчивости которых была достаточно высокой (CD=0,80), что связано, по-видимому, с географической изменчивостью: количество элементов в некоторых счетных признаках увеличивается по направлению с юга на север (Меньшиков, 1951; Поляков, 1975).

По остальным меристическим признакам реальных различий между популяцией густеры Кременчугскуого водохранилища и густерой из Киевского водохранилища и низовья Днепра не обнаружено.

Сопоставление пластических признаков популяции густеры из Кременчугского водохранилища с аналогичными признаками популяций густеры Киевского водохранилища и низовья Днепра показало, что из 42 сравниваемых показателей статистически достоверные различия выявлены по 22 и 23 соответственно, а между популяциями густеры из Киевского водохранилища и низовья Днепра — по 15. Из них 6 признаков являются общими для трех исследуемых популяций, по которым наблюдаются межпопуляционные различия, а именно: диаметр глаза, антедорсальное, антевентральное и пектровентральное расстояние, длина грудных плавников и длина нижней лопасти хвостового плавника (табл. 1).

Исследования показали, что у популяции густеры Кременчугского водохранилища, в отличие от популяций густеры Киевского водохранилища и низовья Днепра, где наблюдается сходный характер фенотипической изменчивости, определяемый близкими условиями обитания на верхнем и нижнем участках Днепра, произошли наибольшие изменения в пластических признаках. Так, у густеры из Кременчугского водохранилища относительно больше длина туловища, высота лба и головы у затылка, высота спинного плавника, длина основания анального плавника и длина брюшного плавника и меньше толщина головы, чем у густеры из Киевского водохранилища и низовья Днепра. По отношению к длине головы увеличивается высота лба и головы через середину глаза. Кроме того, у густеры Кременчугского водохранилища длина верхней челюсти меньше, чем у густеры Киевского водохранилища; ширина лба, толщина головы и длина нижней челюсти меньше, а высота головы у затылка больше, чем у густеры, обитавшей в низовье Днепра. В свою очередь, каждая из сравниваемых

популяций имеет свои отличительные особенности. Густера из Киевского водохранилища имеет относительно большую длину рыла, большую толщину тела и меньшую длину верхней лопасти хвостового плавника, чем густера из Кременчугского водохранилища и низовья Днепра. У густеры, обитавшей в низовье Днепра, ширина лба, наименьшая высота тела больше, а постдорсальное расстояние, напротив, меньше, чем у других особей из сравниваемых популяций.

Таблица 1. Сравнительная характеристика популяций густеры обыкновенной Киевского, Кременчугского водохранилищ и низовья Днепра

Table 1. Comparative characteristics of the *Blicca bjoerkna* populations in Kyiv and Kremenchuk reservoirs and lower Dnieper

Признак	Киевское водохранилище, 1989 (1)			Кременчугское водохранилище, 1987–1988 (2)			Низовье Днепра, 1991 (3)			t			CD		
	M	±m	σ	M	±m	σ	M	±m	σ	1–2	1–3	2–3	1–2	1–3	2–3
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Число чешуй в боковой линии	47,12	0,21	1,05	46,81	0,18	1,82	47,44	0,24	1,19	1,12	0,91	2,00	0,11	0,14	0,21
Число чешуй над боковой линией	9,84	0,11	0,55	9,85	0,06	0,61	10,36	0,36	1,82	0,08	1,38	1,40	0,01	0,22	0,21
Число чешуй под боковой линией	6,12	0,07	0,33	6,18	0,05	0,56	6,04	0,04	0,19	0,70	0,99	2,19	0,07	0,15	0,19
Число чешуй по боку хвостового стебля	8,04	0,11	0,54	7,86	0,68	0,77	7,88	0,12	0,60	0,26	0,98	0,03	0,14	0,14	0,01
Число ветвистых лучей в D	8,78	0,07	0,33	8,95	0,02	0,22	8,92	0,05	0,28	2,33	1,63	0,56	0,31	0,23	0,06
Число ветвистых лучей в A	21,36	0,20	0,99	22,68	0,11	1,14	21,48	0,21	1,05	5,78	0,41	5,06	0,62	0,06	0,55
Число ветвистых лучей в P	14,80	0,10	0,50	14,76	0,07	0,68	15,12	0,13	0,67	0,33	1,95	2,44	0,03	0,27	0,27
Число ветвистых лучей в V	7,96	0,97	0,35	7,89	0,04	0,45	7,91	0,08	0,40	0,87	0,47	0,22	0,09	0,07	0,02
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	19,48	0,16	0,82	19,05	0,11	1,13	18,28	0,14	0,68	0,43	5,64	4,32	0,22	0,80	0,42
Число позвонков	36,60	0,10	0,50	36,40	0,12	1,22	36,56	0,11	0,51	1,28	0,28	1,02	0,12	0,04	0,09
Число позвонков туловищных	15,76	0,09	0,44	15,97	0,07	0,67	15,64	0,10	0,49	1,93	0,82	2,70	0,19	0,13	0,28
Число позвонков хвостовых	20,84	0,11	0,55	20,48	0,12	1,19	20,92	0,11	0,57	2,21	0,51	2,70	0,21	0,07	0,25
Длина тела, см	21,64	1,29	6,46	21,67	0,52	5,18	19,22	0,64	3,20	0,02	1,68	2,97	0,01	0,25	0,29
В % длины тела:															
длина туловища	79,56	0,40	2,00	81,00	0,17	1,69	78,73	0,20	0,99	3,31	1,86	8,65	0,39	0,28	0,85
длина головы	21,95	0,16	0,82	21,97	0,09	0,93	22,16	0,14	0,69	0,11	0,99	1,14	0,01	0,14	0,12
длина рыла	6,32	0,10	0,49	5,94	0,06	0,62	5,97	0,10	0,51	3,26	2,47	0,26	0,34	0,35	0,03
диаметр глаза (горизонтальный)	6,20	0,10	0,52	6,48	0,06	0,62	6,81	0,14	0,68	2,40	3,54	2,17	0,25	0,51	0,25
заглазничный отдел головы	10,40	0,08	0,41	10,27	0,07	0,72	10,29	0,11	0,55	1,22	0,81	0,15	0,11	0,11	0,02
ширина лба	7,82	0,11	0,56	7,78	0,07	0,66	8,35	0,10	0,51	0,31	3,56	4,67	0,03	0,49	0,49
высота лба	1,85	0,05	0,24	2,12	0,05	0,47	1,80	0,08	0,42	3,82	0,53	3,39	0,38	0,08	0,36
высота головы через середину глаза	12,38	0,16	0,81	12,63	0,08	0,81	12,55	0,07	0,36	1,40	0,97	0,75	0,15	0,14	0,07
высота головы у затылка	18,34	0,19	0,97	18,90	0,11	1,14	17,75	0,27	1,35	2,55	1,79	3,94	0,26	0,25	0,46
толщина головы	11,53	0,11	0,53	11,20	0,08	0,81	11,69	0,12	0,59	2,43	0,98	3,40	0,25	0,14	0,35
длина нижней челюсти	7,60	0,16	0,78	7,40	0,07	0,73	7,73	0,15	0,75	1,14	0,59	1,99	0,13	0,08	0,22
длина верхней челюсти	9,04	0,10	0,49	8,59	0,07	0,67	8,82	0,16	0,80	3,69	1,16	1,32	0,39	0,17	0,16
наибольшая высота тела	37,41	0,35	1,73	37,35	0,21	2,10	38,09	0,36	1,77	0,15	1,35	1,77	0,02	0,19	0,19
наименьшая высота тела	9,97	0,10	0,47	9,80	0,06	0,63	10,90	0,12	0,61	1,46	5,95	8,20	0,15	0,86	0,89
наибольшая толщина тела	12,79	0,15	0,77	11,92	0,09	0,95	12,10	0,13	0,66	4,97	3,48	1,14	0,51	0,48	0,11
наибольший обхват тела	90,77	0,80	4,03	90,02	0,38	3,82	89,36	0,77	3,88	0,85	1,32	0,83	0,10	0,18	0,09
антедорсальное расстояние	55,96	0,27	1,35	56,59	0,12	1,24	55,17	0,22	1,09	2,13	2,27	5,67	0,24	0,32	0,61
постдорсальное расстояние	38,08	0,31	1,54	38,37	0,17	1,72	36,80	0,37	1,84	0,82	2,65	2,49	0,09	0,38	0,44
антепекторальное расстояние	22,58	0,16	0,82	22,62	0,10	0,98	22,81	0,18	0,92	0,21	0,95	0,92	0,02	0,13	0,10

Окончание таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
антевентральное расстояние	45,27	0,23	1,17	46,10	0,13	1,33	47,01	0,25	1,26	3,14	5,12	3,23	0,33	0,72	0,35
антеанальное расстояние	67,09	0,28	1,40	67,41	0,21	2,10	67,93	0,29	1,47	0,91	2,08	1,45	0,09	0,29	0,15
длина хвостового стебля	13,66	0,17	0,84	13,73	0,12	1,17	13,84	0,21	1,06	0,34	0,67	0,45	0,03	0,09	0,05
расстояние между P и V	24,28	0,21	1,03	24,98	0,14	1,43	26,12	0,23	1,15	2,77	5,91	4,23	0,28	0,84	0,44
расстояние между V и A	23,89	0,24	1,19	24,28	0,14	1,37	23,83	0,86	4,28	1,40	0,07	0,52	0,15	0,01	0,08
длина основания D	12,80	0,12	0,61	12,96	0,07	0,75	12,80	0,15	0,73	0,85	–	0,16	0,13	0,01	0,11
высота D	26,62	0,40	1,99	28,53	0,16	1,59	26,00	0,30	1,49	4,43	1,24	7,44	0,53	0,18	0,82
длина основания A	24,30	0,59	2,93	26,22	0,15	1,55	25,06	0,26	0,29	3,15	1,18	3,86	0,43	0,24	0,63
высота A	18,10	0,51	2,55	18,83	0,11	1,14	17,22	0,23	1,15	1,40	1,57	0,31	0,20	0,24	0,70
длина P	18,95	0,19	0,97	20,00	0,10	1,05	19,52	0,19	0,98	4,89	2,12	2,23	0,52	0,22	0,24
длина V	17,47	0,19	0,95	18,20	0,10	0,97	17,53	0,20	1,01	3,40	0,22	2,99	0,38	0,03	0,34
длина верхней лопасти C_1	27,00	0,30	1,49	29,29	0,19	1,89	28,78	0,46	2,30	6,45	3,24	1,02	0,68	0,47	0,12
длина нижней лопасти C_2	28,67	0,35	1,73	31,96	0,18	1,85	30,12	0,50	2,48	8,35	2,38	3,46	0,92	0,34	0,42
В % длины головы:															
длина рыла	28,84	0,51	2,54	27,14	0,27	2,75	26,97	0,47	2,37	2,94	2,70	0,31	0,32	0,38	0,03
диаметр глаза (горизонтальный)	28,04	0,33	1,68	26,61	0,27	2,67	30,74	0,57	2,84	3,35	2,58	4,96	0,33	0,60	0,75
заглазничный отдел головы	47,67	0,56	2,82	47,07	0,26	2,62	46,53	0,54	2,70	0,97	1,46	0,84	0,11	0,21	0,10
ширина лба	34,23	1,57	7,87	35,49	0,32	3,24	37,61	0,51	2,57	0,70	2,05	3,52	0,11	0,32	0,36
высота лба	8,02	0,42	2,10	9,65	0,21	2,11	8,16	0,38	1,92	3,47	0,25	3,43	0,39	0,03	0,37
высота головы через середину глаза	56,48	0,85	1,27	58,71	0,38	3,79	56,59	0,56	2,81	2,39	0,11	3,13	0,44	0,03	0,32
высота головы у затылка	81,70	2,23	1,13	86,09	0,53	5,33	80,96	0,97	4,85	1,91	0,30	4,64	0,68	0,12	0,50
толщина головы	52,60	0,67	3,34	51,01	0,43	4,28	52,56	0,56	2,81	2,00	0,04	2,19	0,21	0,01	0,22
длина нижней челюсти	34,65	0,62	3,12	33,79	0,34	3,43	35,21	0,52	2,62	1,22	0,69	2,28	0,13	0,10	0,23
длина верхней челюсти	41,20	0,50	2,51	39,22	0,31	3,08	39,76	0,70	3,50	3,19	1,67	0,57	0,35	0,24	0,08

Между популяциями густеры из Киевского водохранилища и низовья Днепра также существуют достоверные различия, которые заключаются в следующем: у густеры из Киевского водохранилища длина рыла, наибольшая толщина тела, постдорсальное расстояние больше, а ширина лба, наименьшая высота тела, антеанальное расстояние, а также длина верхней лопасти хвостового плавника меньше; по отношению к длине головы увеличивается длина рыла.

Несмотря на то, что исследуемые популяции густеры Киевского и Кременчугского водохранилищ, а также низовья Днепра отличаются друг от друга по многим пластическим, а также меристическим признакам, уровень изменчивости этих признаков невелик, хотя в некоторых случаях он достигает значительных величин. Исследуемые популяции принадлежат к одному монотипичному роду *Blicca*, и изменчивость их находится в пределах адаптивной возможности к определенным условиям среды (табл. 1).

В результате таксономического анализа (Смирнов, 1960, 1966, 1971) установлено (табл. 2), что наибольшей оригинальностью (t_{xx}=1,12) характеризуется

Таблица 2. Таксономические отношения (t) между популяциями густеры из Киевского (S_1) и Кременчугского (S_2) водохранилищ и низовья Днепра (S_3)

Table 2. Taxonomic relations (t) between *Blicca bjoerkna* populations in Kyiv (S_1) and Kremenchuk (S_2) reservoirs and lower Dnieper (S_3)

	S_1	S_2	S_3
S_1	**1,01**	-0,38	-0,63
S_2	-0,38	**0,87**	-0,49
S_3	-0,63	-0,49	**1,12**

густера низовья Днепра, несколько меньшей — густера Киевского водохранилища (t_{xx}=1,01) и наименьшей — густера Кременчугского водохранилища (t_{xx}=–0,87).

Таким образом, отдельные популяции густеры из Киевского и Кременчугского водохранилищ и низовья Днепра, обитающие в разных географических зонах, имеют значительные различия в уровне фенетипической изменчивости, максимальные значения которой проявляются у густеры из Кременчугского водохранилища. В данной популяции наметилась тенденция к изменению внешнего облика по совокупности признаков, в результате чего она заняла особое положение по отношению к двум другим популяциям. В целом каждая из трех исследованных выборок густеры обладает отличительным от других уровнем фенотипической изменчивости, что определяется разными условиями существования. В этой связи представляет интерес проследить фенотипическую изменчивость популяции густеры из Кременчугского водохранилища во временном аспекте (табл. 3).

Морфологическая изменчивость густеры из Кременчугского водохранилища под влиянием новых условий обитания впервые была изучена В. В. Литвиненко (1975). Он отмечал, что между популяциями густеры первых лет образования Кременчугского водохранилища, популяцией густеры из Каховского водохранилища, а также густеры верхнего участка Днепра существуют достоверные различия по некоторым признакам: у густеры из Кременчугского водохранилища антедорсальное и вентроанальное расстояние, высота спинного и анального плавников стали больше, а длина головы короче, чем у густеры верхнего участка Днепра; по отношению к длине головы увеличилась длина заглазничного пространства, ширина лба и уменьшилась длина рыла. У густеры из Каховского водохранилища по сравнению с густерой из Кременчугского водохранилища уве-

Таблица 3. Изменчивость пластических признаков популяции густеры обыкновенной из Кременчугского водохранилища в разные периоды его существования

Table 3. Changing of *Blicca bjoerkna* plastic characteristics of Kremenchuk during different period of time

Признак	Средняя часть Днепра (Павлов, Щербуха, 1975) (1)			Кременчугское водохранилище (Литвиненко, 1975) (2)			Кременчугское водохранилище (наши данные, 1987–1988) (3)			Кременчугское водохранилище (Подобайло и др., 1996) (4)			t			CD		
	M	±m	σ	M	±m	σ	M	±m	σ	M	±m	σ	1–2	2–3	3–4	1–2	2–3	3–4
Длина тела, см	20,0	0,31	–	18,50	–	–	21,67	0,52	5,18	19,8	–	–	–	–	–	–	–	–
В % длины тела:																		
наибольшая высота тела	39,15	0,29	–	36,70	0,22	1,90	37,35	0,21	2,10	37,70	0,34	1,72	6,73	2,14	8,75	–	0,16	0,09
наименьшая высота тела	11,27	0,08	–	10,62	0,07	0,61	9,80	0,06	0,63	10,66	0,12	0,59	6,11	8,89	6,41	–	0,66	0,77
антедорсальное сотояние	57,11	0,31	–	57,36	0,24	1,99	56,59	0,12	1,24	56,69	0,63	3,13	0,64	2,87	0,16	–	0,24	0,02
постдорсальное расстояние	35,99	0,21	–	37,40	0,19	1,58	38,37	0,17	1,72	37,22	0,28	1,39	4,98	3,80	3,51	–	0,29	0,37
расстояние между P и V	24,80	0,18	–	24,73	0,15	1,24	24,98	0,14	1,43	23,94	0,37	1,84	0,30	1,22	2,63	–	0,09	0,30
расстояние между V и A	23,67	0,24	–	23,58	0,13	1,12	24,28	0,14	1,37	22,34	0,26	1,28	0,33	3,66	6,57	–	0,28	0,73
длина хвостового стебля	13,33	0,17	–	13,25	0,13	1,14	13,73	0,12	1,17	13,14	0,15	0,74	0,37	2,71	3,07	–	0,21	0,31
длина основания D	13,24	0,10	–	12,45	0,08	0,96	12,96	0,07	0,75	13,10	0,09	0,43	6,17	4,80	1,23	–	0,30	0,12
высота D	28,52	0,29	–	28,35	0,22	1,89	28,53	0,16	1,59	27,16	0,36	1,80	0,47	0,66	3,48	–	0,05	0,40
длина основания A	26,24	0,21	–	24,97	0,19	1,57	26,22	0,15	1,55	26,50	0,23	1,16	4,48	5,16	1,02	–	0,41	0,10
высота A	18,36	0,16	–	18,99	0,15	1,29	18,83	0,11	1,14	18,01	0,29	1,45	2,87	0,86	2,64	–	0,06	0,32
длина P	19,36	0,16	–	19,25	0,02	0,17	20,00	0,10	1,05	19,50	0,18	0,91	0,68	7,35	2,43	–	0,61	0,25
длина V	18,15	0,15	–	17,85	0,15	1,26	18,20	0,10	0,97	17,46	0,17	0,84	1,41	1,94	3,75	–	0,77	0,41
длина верхней лопасти C_1	27,33	0,24	–	–	–	–	29,29	0,19	1,89	27,59	0,27	1,34	–	–	5,15	–	–	0,53
длина нижней лопасти C_2	28,61	0,26	–	–	–	–	31,96	0,18	1,85	29,89	0,29	1,43	–	–	6,06	–	–	0,63
длина головы	21,55	0,12	–	21,84	0,11	0,94	21,97	0,09	0,93	22,19	0,09	0,44	1,78	0,91	1,73	–	0,07	0,16
В % длины головы:																		
длина рыла	24,72	0,41	–	24,35	0,23	2,38	27,14	0,27	2,75	30,24	0,52	2,59	0,79	7,87	5,29	–	0,54	0,58
диаметр глаза (горизонтальний)	29,02	0,33	–	31,19	0,24	2,36	26,61	0,27	2,67	28,95	0,36	1,82	5,32	12,68	5,20	–	0,91	0,52
заглазничный отдел головы	46,27	0,32	–	45,84	0,20	1,64	47,07	0,26	2,62	45,98	0,27	1,34	1,14	3,75	2,91	–	0,29	0,27
ширина лба	39,33	0,51	–	37,38	0,19	1,94	35,49	0,32	3,24	38,02	0,33	1,66	3,58	5,08	5,50	–	0,36	0,52
высота головы	76,35	1,02	–	81,72	0,33	3,32	86,09	0,53	5,33	84,09	0,50	2,50	5,01	7,00	2,75	–	0,50	0,25
длина нижней челюсти	29,98	0,42	–	–	–	–	33,79	0,34	3,43	–	–	–	–	–	–	–	–	–

личились наибольшая и наименьшая высота тела, длина парных и непарных плавников. В то же время, в меристических признаках не обнаружено достоверных различий между этими популяциями.

Зарегулирование речного стока при создании водохранилищ внесло значительные изменения в условия существования рыб. В этот период изменяются гидрологический, гидрохимический и термический режимы, улучшается кормовая база, вследствие чего увеличивается темп роста речных рыб. В связи с этим В. В. Литвиненко отмечал, что густера из более раннего по происхождению Каховского водохранилища имеет больше свойств, характерных для быстрорастущих форм, чем густера из Кременчугского водохранилища и руслового участка верхнего Днепра.

Сопоставление пластических признаков густеры из Кременчугского водохранилища в период его становления (Литвиненко, 1975) с аналогичными признаками густеры, обитавшей на среднем участке Днепра до его зарегулирования (Павлов, 1946; Павлов, Щербуха, 1975), показало, что у густеры из водохранилища наибольшая и наименьшая высота тела, длина основания спинного и анального плавников меньше, а постдорсальное расстояние и высота анального плавника больше. По отношению к длине головы увеличилась ее высота и диаметр глаза; уменьшилась ширина лба.

Согласно литературным данным (Никольский, 1980; Лягина, 1984), наиболее очевидным фенотипическим следствием изменений условий обитания оказываются изменения темпа роста особей, их предельных размеров. Однако в начальный период образования водохранилища линейный и весовой рост популяции густеры увеличился незначительно, в основном в младших возрастных группах; в старших, напротив, уменьшился по сравнению с речной густерой (Пробатова, 1972), в результате чего не произошло существенных изменений в фенотипическом облике густеры, по признакам которого можно было бы отличить быстрорастущую популяцию густеры из водохранилища от медленнорастущей речной. Скорее, наблюдается обратная связь. В этот период уменьшается наибольшая высота тела, увеличивается высота головы и диаметр глаза. Популяция густеры из Кременчугского водохранилища этого периода еще мало отличается от ее речной формы.

Антропогенные фенотипические преобразования речной популяции густеры стали более заметными в условиях Кременчугского водохранилища. Возникающие при изменении условий обитания после перекрытия в 1972 г. вершины Кременчугского водохранилища фенотипические различия между сравниваемыми популяциями были обусловлены в первую очередь изменениями в темпе роста рыб и характере их питания (Кирилюк, 1991; Шерстюк, Северенчук, 1989).

В период наших исследований (1987—1988 гг.) изменчивость пластических признаков популяции густеры из Кременчугского водохранилища в сравнении с аналогичными пластическими признаками рыб в первые годы образования водохранилища (Литвиненко, 1975) проявлялась увеличением наибольшей высоты тела, постдорсального и вентроанального расстояния, длины основания спинного и анального плавников, длины грудного плавника и длины хвостового стебля. Одновременно уменьшилась наименьшая высота тела и антедорсальное расстояние. В пропорциях головы также наблюдались изменения: увеличились длина рыла, заглазничное пространство и высота головы; уменьшились диаметр глаза и ширина лба.

Таким образом, в период наших исследований на Кременчугском водохранилище морфологические различия между сравниваемыми популяциями густеры наблюдались по 14 пластическим признакам из 23, изменчивость которых представляла собой ответную реакцию на меняющиеся условия обитания. Уров-

ни изменчивости этих признаков не выходили за пределы величин, характерных для вида *Blicca bjoerkna*, и колебались от 0,02 до 0,77.

Сравнительный анализ наших данных с более поздними сборами А. В. Подобайло (Подобайло та ін., 1996) по морфологической характеристике густеры из среднего участка Кременчугского водохранилища показал, что почти все сравниваемые пластические признаки были подвержены изменчивости, кроме антедорсального расстояния, длины основания спинного и анального плавников, а также длины головы. В этот период наблюдается изменчивость парных и непарных плавников. Если на первых этапах существования водохранилища и в период наших исследований было отмечено только увеличение высоты анального и длины грудного плавников, то в более поздний период исследований, высота спинного и анального плавников, а также длина грудных, брюшных и верхней и нижней лопастей хвостового плавника уменьшились, что, возможно, связано с изменением гидрологического режима Кременчугского водохранилища в последнее десятилетие. Кроме этого, уменьшились постдорсальное, пектровентральное и вентроанальное расстояния, а также длина хвостового стебля, увеличилась наибольшая и наименьшая высота тела. По отношению к длине головы увеличились длина рыла, диаметр глаза и ширина лба, а уменьшились заглазничное пространство и высота головы.

Проводя аналогичный анализ изменчивости пластических признаков густеры из Кременчугского водохранилища, А. В. Подобайло на основе совпадения некоторых средних величин в сравниваемых популяциях сделал вывод о возврате водохранилищной популяции густеры к ее исходной речной (предковой) форме. Однако это утверждение, на наш взгляд, является спорным. В водохранилищах, где условия обитания рыб значительно отличаются от речных, возврат данной популяции к ее исходному речному фенотипическому статусу вряд ли может произойти. Процесс фенотипических изменений признаков рыб всегда относителен, однако вновь возникающая форма оказывается сходной с ранее возникшей, но только в общих чертах (Мина, 1986).

Таким образом, сравнительный анализ пластических признаков популяции густеры из Кременчугского водохранилища на разных этапах его существования показал разную изменчивость пластических признаков, что явилось следствием реакции организма на постоянно меняющиеся условия среды обитания.

Выводы

Морфометрические признаки популяции густеры из Кременчугского, Киевского водохранилищ и низовья Днепра в разной степени подвержены антропогенному воздействию. Наибольшие изменения отмечены у популяции густеры из Кременчугского водохранилища, у которой по совокупности признаков наметилась тенденция к изменению внешнего облика.

В условиях нестабильного зарегулированного режима в популяции густеры из Кременчугского водохранилища не наблюдается стабилизации фенотипического облика, и изменчивость ее морфологических признаков, скорее всего, носит временный характер, что не выходит за пределы видовой принадлежности.

Благодарности

Автор выражает благодарность А. Я. Щербухе за ценные советы при подготовке рукописи данной статьи к печати.

Єрко В. М. Пластичні і меристичні ознаки плоскирки (Blicca bjoerkna L.) нижньої частини Каховського водоймища та їх зміни в зв'язку з новими умовами життя // Біологія і морфологія та санітарно-біологічний режим прісних водойм України. — К. : Наук. думка, 1966. — С. 142–145.

Жуков П. И. Рыбы Белоруссии. — Минск : Наука и техника, 1965. — 415 с.

Кирилюк О. П. Возрастной состав и рост густеры в Кременчугском водохранилище // Гидробиол. журн. — 1991. — 27, № 1. — С. 92—97.
Кирилюк О. П. Размерно-возрастная и экологическая изменчивость густеры Кременчугского водохранилища // II з'їзд Гідроекологіч. тов-ва України : Тез. доп. (21—27 жовтня 1997, Київ). — Київ, 1997. — **2**. — С. 20—21.
Кудерский Л. А. Современный этап рыбохозяйственного использования водохранилищ // Биологич. ресурсы водохранилищ. — М. : Наука, 1984. — С. 286—277.
Лакин Г. Ф. Биометрия. — М. : Высш. шк., 1990. — 352 с.
Литвиненко В. В. Морфологические особенности густеры Blicca bjoerkna (L.). Кременчугского водохранилища // Рыб. хоз-во. —1975. — Вип. 20. — С. 83—88.
Лягина Т. Н. О внутривидовой изменчивости плотвы Rutilus rutilus (L.) (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. — 1984. — **2**, вып. 5. — С. 718—725.
Майр Э. Принципы экологической систематики. — М. : Мир, 1971. — 454 с.
Меньшиков М. И. Некоторые закономерности возрастной и географической изменчивости рыб // Тр. Карело-Финск. отд. Всес. НИИ озерн. и речн. х-ва. — 1951. — **3**. — С. 292—305.
Мина М. В. Микроэволюция рыб. — М. : Наука, 1986. — 207 с.
Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. — М. : Пищ. пром-сть, 1980. — 184 с.
Павлов П. І. До систематики і біології густери (Blicca bjoerkna L.) середньої течії р. Дніпра // Доп. АН УРСР. — 1946. — № 1—2. — С. 64—68.
Павлов П. И., Щербуха А. Я. О морфологическом родстве между видами родов Abramis и Blicca (Pisces, Cyprinidae) среднего течения Днепра // Вестн. зоологии. — 1975. — № 2. — С. 39—45.
Подобайло А. В., Олексієнко В. Р., Гунько А. М. Мінливість плоскирки Кременчуцького водоймища // Вісн. Київ. ун-ту. — Біологія. — 1996. — Вып. 26. — С. 64—71.
Поляков Г. Д. Экологическая изменчивость популяции рыб. — М. : Наука, 1975. — 158 с.
Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. — М. : Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.
Пробатова И. В. Некоторые данные по биологии и промыслу густеры Кременчугского водохранилища // Рыб. хоз-во. — 1972. — Вып. 14. — С. 115—118.
Смирнов Е. С. Таксономический анализ рода // Журн. общ. биол. — 1960. — **21**, № 2. — С. 89—103.
Смирнов Е. С. О выражении таксономического сходства // Журн. общ. биол. — 1966. — **27**, № 2. — С. 191—195.
Смирнов Е. С. О кодировании признаков для таксономического анализа // Журн. общ. биол. — 1971. — **32**, № 2. — С. 224—228.
Шерстюк В. В., Северенчук Н. С. Беспозвоночные как кормовые объекты рыб // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. — Киев : Наук. думка, 1989. — С. 117—135.